Die embryonale Erythropoiese der Charadriiformes [1]

von

Luise SCHMEKEL

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Basel [2]

Mit 4 Textabbildungen und 4 Tafeln.

Die folgenden Beobachtungen ergänzen Untersuchungen zur embryonalen Erythropoiese der Vögel, über die 1962 in dieser Zeitschrift berichtet wurde. Sie waren Teil der nun drei Jahrzehnte währenden Bemühungen um eine evolutive Wertung der Vogelontogenese an der Basler Zoologischen Anstalt. Das Hauptziel der Arbeit lag in der Klarstellung der Erythropoiese bei reinen Nestflüchtern (*Gallus* und *Anseres*) und reinen Nesthockern *(Passeres)*. Dabei zeigte sich, dass die ersteren im Vergleich zu den letzteren eine ausgesprochen primitive Form der Blutbildung verwirklichen. Ausser diesen extremen Ontogenestypen wurden Arten untersucht, die ihre Entwicklungsweise deutlich zwischen beide Endgruppen stellt: *Columba*, *Apus*, *Melopsittacus* und *Larus*. Die Auslese dieser Arten war nicht zufällig — und die Gelegenheit hochwillkommen, diese Mittelgruppe durch *Uria* und *Vanellus* zu erweitern, um so ihre Bedeutung herauszurücken.

Für die freundliche Förderung dieser Arbeit sei Herrn Prof. Dr. Adolf Portmann in Basel herzlich gedankt. Vielfältige Hilfe erfuhr ich von den Teilnehmern der Schweizerischen Lofoten-

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung.
[2] Herrn Prof. Dr. Otto Kuhn danke ich für die mir am Zoologischen Institut der Universität Köln gebotene Arbeitsmöglichkeit.

expedition 1961 — und beim Anfertigen der Photographien von Frl. L. Petersen (Köln).

Das Lummenmaterial (18 Tiere im Alter vom 10. eT bis 1. peT) und einige Tordalke sammelten wir auf der Vogelinsel Vedøy (bei Røst, Lofoten, Norwegen). Die Kiebitzeier stammen aus der Umgebung von Arnheim (Holland) und wurden im Brutschrank des Kölner Zoologischen Institutes erbrütet (12 Tiere im Alter vom 10. eT bis 4. pT). Die histologische Aufarbeitung erfolgte nach der 1962 angegebenen Methode (*Helly*- Fixierung, Paraffin-Einbettung, *Giemsa*- und *May-Grünwald-Giemsa*-Färbung). Wie damals untersuchte ich Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark in der Zeit vom 10. Embryonaltag (abgekürzt: 10. eT) bis zum ersten Postembryonaltag (abgekürzt: 1. peT). Der erste Embryonaltag ist der auf den Bebrütungsbeginn, der erste Postembryonaltag der auf den Schlüpftag folgende Tag.

Die Erythropoiese von Uria aalge aalge Pont. (Trottellumme)

Brutzeit: 33 Tage.

Starke intravenöse Erythropoiese findet sich im Dottersack bis zum 21. eT. Sie klingt vom 23. eT bis 25. eT langsam ab. Gleichzeitig veröden die arteriellen und venösen Kapillaren. In der letzten Embryonalwoche werden im Dottersack keine roten Blutzellen mehr gebildet, obwohl der bereits eingezogene Dottersack kurz vor dem Schlüpfen noch wallnussgross ist, reiches Dottermaterial enthält und folglich voll ernährend tätig ist (Abb. 1-6, Tafel 1).

Der Femur besteht bis zum 15. eT aus reiner hyaliner Knorpelsubstanz, in der am 16. eT die Markhöhlenbildung beginnt. Sie schreitet individuell recht unterschiedlich fort. Bei den meisten Tieren wird der letzte Knorpel im Zentrum der Diaphyse erst um den 21. eT abgebaut. Fast gleichzeitig mit dem Knorpelabbau beginnt am 17. eT die Bildung roter und weisser Blutzellen in den ersten, die Knorpelhöhle durchziehenden Gefässen. Bedeutendes Ausmass nimmt die Hämopoiese aber erst am 23. eT an.

Die Leberpräparate ergeben kein eindeutiges Bild. Bei zwei Tieren — eines vom 17. eT, eines vom 25. eT — kommen neben vielen Hämoblasten in grösserer Zahl Erythroblasten und, vor allem bei dem Tier vom 25. eT, auch Proerythrocyten vor. In allen

übrigen Fällen fehlen Folgestadien der roten Reihe, wogegen sich Hämoblasten vom 13. bis 25. eT in einer erstaunlich hohen Anzahl finden (Tafel II, Abb. 7—12, Tafel IV, Abb. 20, 22, 23). Ich vermute, dass diese hohe Hämoblastenzahl der von Haff (1914) beim Huhn um den 7. bis 10. eT geschilderten Erythropoiese — und der bei der Ente um den 22. eT beobachteten Hämoblastenerhöhung entspricht.

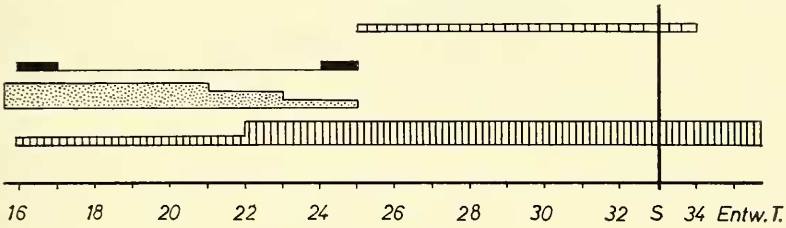

Fig. 1.

Uria Aalge Aalge.

Die Ziffern der Abbsisse bedeuten die Anzahl der Entwicklungstage.
Der senkrecht schwarz markierte Tag ist der Schlüpftag.

Fein gestreift = Femurerythropoiese
Punktiert = Dottersackerythropoiese
Schwarz = Lebererythropoiese
Breit gestreift = Milzerythropoiese

Die Milz zeigt vom 17. bis 19. eT ein Hämoblastenmaximum. Erythroblasten erscheinen bis zum 25. eT selten, danach bis zum 1. peT zusammen mit Proerythrocyten etwas häufiger. Jedoch bleibt dieser schwache Erythropoieseansatz innerhalb der Gesamtblutbildung zur gleichen Zeit bedeutungslos.

Je ein Tordalk *(Alca torda)* vom Schlüpftag, 2. und 4. peT konnten ergänzend untersucht werden. Alle drei Tiere besitzen im Dottersack keine Erythropoiese mehr. In der Leber finden sich bei dem Alk vom Schlüpftag zerstreut Hämoblasten, Erythroblasten und Proerythrocyten — bei den älteren Tieren nur selten Hämoblasten. In der Milz entstehen keine roten Blutzellen.

Die Erythropoiese von Vanellus vanellus L. (Kiebitz).

Brutzeit: 23 Tage

Am 18. eT kollabieren im Dottersack die ersten Kapillaren. Die intakten venösen Gefässe enthalten zu dieser Zeit überwiegend

späte Entwicklungsstadien der roten Reihe. Zwei Tage später, am 20. eT sind nahezu alle Kapillaren verödet. Erythropoiese kommt nur noch selten vor und fehlt an den folgenden Tagen ganz (Tafel III, Abb. 13-18).

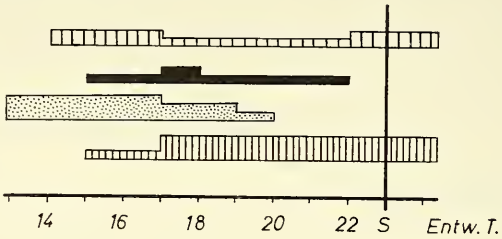

Fig. 2.
Vanellus Vanellus.
Bezeichnung s. Fig. 1.

Die ersten Gefässe dringen am 10. eT in das Knorpelmodell des Femurs. Um den 13. bis 14. eT beginnt in der Diaphyse die Bildung der primären Markhöhle, die sich rasch vergrössert und in der am 16. eT Erythropoiese aller Stadien einsetzt. Sie erreicht am 18. eT ein für den Organismus wichtiges Ausmass.

Am 12. eT besteht die Leber aus stark vascularisiertem, lockerem Parenchym. Es treten häufig Hämoblasten auf, die jedoch Bestandteil des normalen Körperblutes sind. Erythroblasten und Proerythrocyten sowie Neutrophile fehlen nahezu ganz. An den folgenden Tagen geht die Hämoblastenzahl stark zurück — bis am 16. eT leichte Erythropoiese einsetzt und bis zum 22. eT dauert. Ihr Maximum liegt am 18. eT. Am letzten Embryonaltag, Schlüpftag und ersten Postembryonaltag findet sich keine Erythropoiese mehr (Tafel IV, Abb. 21, 24).

In der Milz sind am 15. eT rote und weisse Pulpa deutlich differenziert. Wir beobachten klare — wenn auch geringe — Erythropoiese jeden Alters. Sie hält bis zum 18. eT gleichbleibend an, sinkt bis zum Schlüpftag, um danach erneut anzusteigen (Tafel IV, Abb. 19).

Diskussion

Wer *Uria* und *Vanellus* vergleicht, muss auf die so umstrittene Systematik der *Laro-Limicolen* eingehen. Ich stelle daher einige

wenige allgemeine systematische Bemerkungen *(a)* vor die, am Ende der Arbeit erfolgende evolutiv wertende Diskussion der Befunde *(b)*.

a) Systematische Bemerkungen:

Seit Parker 1868 die nahe Beziehung von *Limicolen*, *Lariden* und *Alken* betonte, und Garrod (1873/74) freilich in weiterem Sinne als heute gebräuchlich, den Begriff *Charadriiformes* einführte (zitiert nach Timmermann 1957), — trennen sich bis in die neueste Zeit die Meinungen jener, die *Laro-Limicolen* und *Alken* in einer Ordnung vereinen (Fürbringer 1888, Gadow 1893 bis hin zu Wetmore/Peters und Mayr/Amadon) und jener, die die *Alken* als eigene Ordnung sehen wollen — sei es wie Stresemann (1927 bis 34) mit dem betonenden Hinweis: „Die Alken schliessen sich an die *Laro-Limicolen* und nur an diese an", — sei es, wie Berlioz (1950), der drei getrennte Ordnungen *Lariformes*, *Charadriiformes* und *Alciformes* unterscheidet. Eine Vereinigung der drei Gruppen zu *Laro-Limicolen* erscheint ihm: „quelque peu arbitraire et forcé en ce qui concerne les *Alciformes*, qui restent certainement bien plus différents des deux autres que ceux-ci ne le sont entre eux, sans même qu'il existe de type véritablement intermédiaire. Aussi leur place paraît-elle plus isolée dans l'échelle des Oiseaux et, à tout prendre, au moins aussi proche des *Colymbiformes* que des *Lariformes*." (S. 859).

Timmermann (1957) spricht sich auf Grund seiner Mallophagenstudien für zwei Unterordnungen *Laro-Limicolen* und *Alcidae* aus: „ . . . müssen wir noch einen kurzen Blick auf die von Peters durchgeführte Unterteilung der Regenpfeifervögel in die drei Unterordnungen der *Charadrii*, *Lari* und *Alcae* werfen, die nach Massgabe der aviparasitologischen Daten wahrscheinlich besser zugunsten einer Zweiteilung aufgegeben würde, die nur *Laro-Limicolen* und *Alken* unterscheidet, da Watvögel und Möwen näher miteinander verwandt zu sein scheinen, als jede dieser beiden Gruppen mit den Alken . . . Gegen die Erkenntnis aber, dass die Alken neben Möwen und Watvögeln einen echten Bestandteil der *Charadriiformes* bilden, lassen sich meines Erachtens weder von morphologisch-anatomischer noch auch von vergleichend-parasitologischer Seite ernstliche Einwände vorbringen." (S. 139).

Zu dem in dem letzten Zitat anklingenden Problem der Beziehung der verschiedenen Unterordnungen der Charadriiformes zueinander, vermag unsere Methode des evolutiven Wertens nichts beizutragen, weil sie — jenseits der grossen, für die ganze Gruppe geltenden Züge — sehr bald von der starken individuellen Eigenart im Blutbildungsmodus jeder Spezies begrenzt wird. Wohl aber bestätigt und erhärtet sie, wie ich im Folgenden zu zeigen hoffe, sehr eindrücklich die Ansicht jener Forscher, die alle drei Gruppen in naher Verwandtschaft sehen.

b) Evolutive Bedeutung

Das erste Blutbildungsorgan der Vögel ist der Dottersack. Seine hämopoietische Funktion endet — zeitlich unabhängig von seiner ernährenden Aufgabe — im Laufe der Embryonalzeit oder in den ersten beiden Wochen nach dem Schlüpfen (so bei Taube, Wellensittich und Alpensegler). Seine frühembryonale Bedeutung als wichtigstes Organ der Erythropoiese wird für das ganze spätere Leben vom Knochenmark übernommen. Dabei kann die Ablösung der Dottersackhämopoiese durch die des Knochenmarks unmittelbar erfolgen (*Gallus*, *Anatiden*, *Larus*, *Melopsittacus* und *Columba*) — sie muss es jedoch nicht (*Passeres*). Andere Organe, vor allem die Leber, aber auch die Milz können die kritische Zeit zwischen letzter Dottersack- und einsetzender Knochenmarkserythropoiese überbrücken helfen. Dieses Überbrücken, d. h. also, das zeitliche Auftreten und Ineinandergreifen der erythropoietischen Funktionen von Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark, geschieht in von Gruppe zu Gruppe wechselnder und charakteristischer Weise. So charakteristischer Weise, dass wir danach, wie 1962 gezeigt wurde, stammesgeschichtlich ältere, primäre von erdgeschichtlich jüngeren, sekundären Zügen der Erythropoiese sondern dürfen. Als primär erwiesen sich:

a) Lange Dottersackerythropoiese bis zum 22./24. Entwicklungstag.
b) Vom Schlüpftermin unabhängiger Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den 14./15. Entwicklungstag.
c) Unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
d) Fehlende Lebererythropoiese.

Und als sekundär:

a) Kurze Dottersackerythropoiese, die zwischen dem 9. und 12. Entwicklungstag endet.
b) Beginn der Knochenmarkserythropoiese um den Schlüpftag.
c) Keine unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarkes.
d) Transitorische Lebererythropoiese.

Vanellus (Fig. 2) und *Uria* (Fig. 1) vereinen beide drei primäre Erscheinungen, wie lange Dottersackerythropoiese, vom Schlüpftermin unabhängiger Beginn der Knochenmarkserythropoiese und unmittelbare Ablösung der Blutbildung im Dottersack durch die des Knochenmarks — mit einer sekundären Erscheinung, der wenn auch bei beiden Arten geringen, so doch klaren Lebererythropoiese.

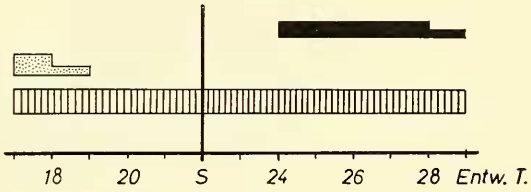

Fig. 3.
Larus ridibundus.
Bezeichnung s. Fig. 1.

Sie wird bei *Vanellus* durch die Bildung roter Blutzellen in der Milz ergänzt. Die embryonale Erythropoiese von *Uria* und *Vanellus* stimmt also in den Hauptzügen deutlich überein, so different sie auch auf den ersten Blick erscheinen mag, weil bei Uria durch die sehr lange Brutzeit in manchem abweichende Entwicklungserscheinungen auftreten. Sie gleicht in diesen Hauptzügen, wie die Tabelle zeigt, ganz *Larus* (Fig. 3) und weicht deutlich von den anderen untersuchten Arten und Gruppen ab.

Die Dottersackerythropoiese von 20 (*Vanellus*) bis 24 (*Uria*) Tagen und der Anfang der Knochenmarkserythropoiese am 16. (*Vanellus*) bzw. 17. eT (*Uria*), zählen zu den 1962 hervorgehobenen Phänomenen, die bei Nesthockern und Nestflüchtern zum absolut

gleichen Zeitpunkt der Entwicklung auftreten. Sie haben sich einheitlich als primär erwiesen. Bei *Uria* beginnt die blutbildende Tätigkeit des Knochenmarkes trotz der auf 33 Tage ausgedehnten Brutdauer nur kurz nach der Zeit um den 14. eT, der Zeit „potentieller Schlüpfreife" (Portmann 1959, 1961, Haefelfinger 1958, Joos 1942 und 1952). Zu beachten ist jedoch, dass die Erythropoiese nach dem 17. eT zunächst nur ganz langsam zunimmt und erst am 23. eT ein, für die Gesamthämopoiese des Organismus bedeutsames Ausmass erreicht.

Die verzögerte Entwicklung von *Uria* und die Milzerythropoiese von *Vanellus* heben erneut mit aller Deutlichkeit Reichtum und Varianten der Mittelgruppe hervor. Die vorliegenden Beobachtungen bekräftigen, indem sie stammesgeschichtlich werten, die nahe Verwandtschaft von *Uria*, *Vanellus* und *Larus*. Alle drei Arten besitzen geringe transitorische Lebererythropoiese, langandauernde Dottersackerythropoiese, vom Schlüpftermin unabhängigen Beginn der Knochenmarkserythropoiese und unmittelbare Ablösung der Hämopoiese des Dottersackes durch die des Knochenmarkes. Auf Grund ihrer embryonalen Blutbildung ordnen sie sich als geschlossene Gruppe, abweichend von den übrigen untersuchten Arten, zwischen *Gallus* und *Anseres* auf der einen, *Columba* und *Melopsittacus* auf der anderen Seite — und folgen damit der Stufenreihe der Ontogenesetypen von Portmann 1935 (Fig. 4).

So bestätigen auch diese Untersuchungen wieder, wie sehr evolutives Werten mithilft, ontogenetische Fakten zu ordnen, Formenverwandtschaft zu klären — und das je Individuelle recht klar hervorzuheben.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Erythropoiese in Dottersack, Leber, Milz und Knochenmark von *Uria* und *Vanellus* wird vom 10. Embryonaltag bis zum ersten Postembryonaltag untersucht und mit der embryonalen Erythropoiese von *Larus* verglichen. Es zeigt sich, dass alle drei Arten langandauernde Dottersackerythropoiese (bis zum 20. Embryonaltag und länger), vom Schlüpftermin unabhängigen Beginn der Knochenmarkserythropoiese, unmittelbare Ablösung der Haemopoiese des Dottersacks durch die des Knochenmarks

und leicht transitorische Lebererythropoiese aufweisen. Sie bilden mit diesen übereinstimmenden Hauptzügen der embryonalen Erythropoiese eine geschlossene Gruppe, die von allen bisher

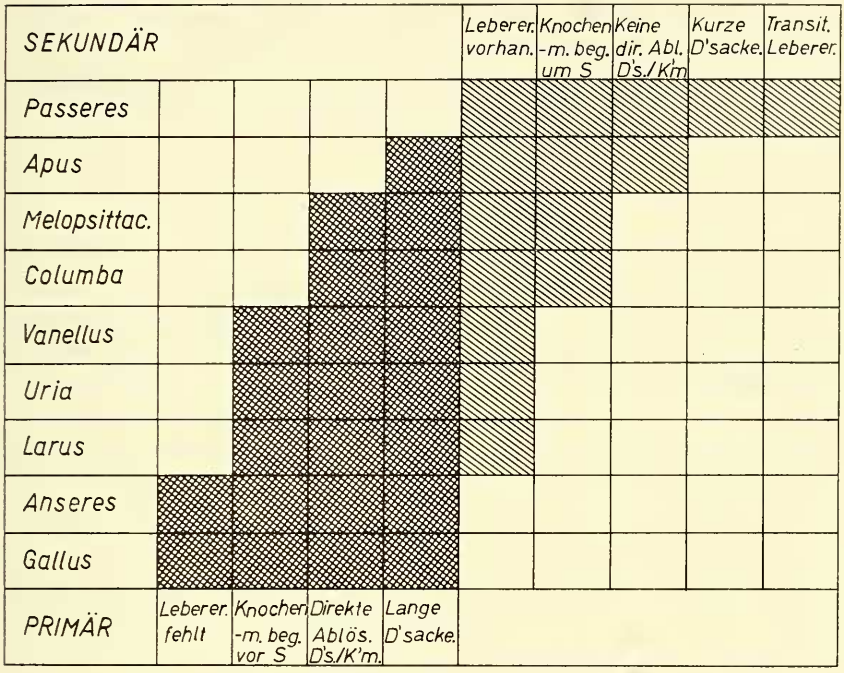

Fig. 4.

untersuchten Arten abweicht. Das hebt erneut die nahe Verwandtschaft von Limicolen, Lariden und Alken hervor. Als Charadriiformes fügen sie sich klar in die Stufenfolge der Ontogenesetypen von Portmann (1935), bestätigen und bekräftigen diese.

RÉSUMÉ

L'érythropoièse est examinée chez *Uria* et *Vanellus* du 10e jour embryonnaire au 1er jour postembryonnaire (sac vitellin, foie, rate et moëlle osseuse). La comparaison avec *Larus* démontre une longue période érythropoiétique dans le sac vitellin chez les 3 espèces (jusqu'au 20e jour embryonnaire et au delà). Le début de la forma-

tion du sang dans la moëlle osseuse est indépendant du moment de l'éclosion et suit immédiatement la fin des processus du sac vitellin. Une faible activité transitoire du foie est constatée. Les trois espèces forment à ce point de vue un groupe homogène qui se distingue des autres types d'oiseaux étudiés jusqu'ici. Nos recherches confirment une fois de plus la parenté étroite des Limicoles, des Mouettes, et des Guillemots. Elles se placent clairement dans la sériation ontogénétique proposée par Portmann (1935).

SUMMARY

The erythropoiesis in yolk sac, liver, spleen and bone marrow from the 10th embryonic day to the first postembryonic day has been tested in *Uria* and *Vanellus* and compared to the erythropoiesis in *Larus*. All the species show a long-lasting erythropoiesis in the yolk sac (up to the 20th embryonic day or longer); the beginning of hematopoiesis in the bone marrow does not depend on the hatching date and immediately supersedes the erythropoiesis in the yolk sac, and a slight transient erythropoiesis in the liver is observed. These three species form, as regards the main traits of erythropoiesis, a closed group that differs from all species so far tested. This stresses once again the close relationship between the shorebirds, gulls and auks. As Charadriiformes, they clearly fit in the ontogenetic gradation suggested by Portmann (1935).

LITERATUR

Berlioz, J. 1950. *Traité de Zoologie* XV, Paris.

Fürbringer, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam und Jena.

Gadow, H. 1893. *Vögel, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Bd. 6. Abt. 4, Leipzig.

Garrod. 1873-1874. *On certain Muscles of the Thigh of Birds and on their Value in Classification.* Proc. zool. Soc. London 626, 111.

Haefelfinger, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln.* Basel, Helbing und Lichtenhahn.

Joos, Ch. 1942. *Vergleichende Ontogenese des Darmtraktes von Melopsittacus undulatus.* Verh. Nat. Ges. Basel.

Joos, Ch. 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 59.

Mayr E. und Amadon, D. 1951. *A Classification of Recent Birds.* American Museum Novitates, No. 1496.

Peters, J. L. 1934. *Check-List of Birds of the World.* Vol. 2, Cambridge, Mass.

Portmann, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biother. 1.

— 1939. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich 104.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Mediz. Grundlagenforschung 4.

Schmekel, L. 1962. *Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel.* Rev. suisse Zool. 69.

Stresemann, E. 1927-1934. *Aves*, in Hdbch. d. Zoologie, Bd. 7, Leipzig.

Timmermann, G. 1957. *Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der Charadriiformes oder Regenpfeifervögel.* Parasitologische Schriftenreihe, Heft 8, Jena.

Wetmore, A. 1951. *A revised Classification for the Birds of the World.* Smithson misc. Coll. 117, No. 4.

Tafel I.

1) Vergr. 180 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Übersichtsbild einer Dottersackzotte. Die zentrale arterielle Kapillare (At) wird von zahlreichen venösen Kapillaren (Ve) umgeben, in denen dicht Erythrocyten jeden Alters liegen.

2) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Ausschnitt aus Abb. 1

3) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Venöse Dottersackkapillare mit Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl), Erythroblasten (Ebl), Proerythrocyten (Pec). Perivasculär liegen neutrophile Metamyelocyten (Mmy) und Neutrophile (Neu).

4) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Uria*, 12. eT. Übersichtsbild über eine Dottersackzotte.

5) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Uria*, 1. peT. Übersichtsbild von zwei Dottersackzotten. Venöse und arterielle Kapillaren sind kollabiert. Die ursprünglich perivasculär gelegenen Neutrophilen (Neu) nehmen den Platz der ehemaligen Gefässe ein.

6) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Neutrophiler Promyelocyt II (Pmy) aus dem Dottersack. Noch deutlich sichtbarer Nukleolus, Sphäre, grobkörnige Azurgranulation und feinere eosinophile Granula (hell, über dem Kern liegend).

Tafel II.

7) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 10. eT. Leberparenchym. Grosse Sinus mit viel Erythrocyten. Keine Erythropoiese.

8) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 14. eT. Leberparenchym. Seltene Hämoblasten und polychromatische Erythrocyten. Vgl. Abb. 11.

9) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 17. eT. Leberparenchym. Vgl. Abb. 12.

10) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 18. eT. Leberparenchym. Hämoblasten (Hbl.) und Erythroblasten (Ebl) sind selten.

11) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 14. eT. Leberparenchym. Seltene Hämoblasten (Hbl), Proerythrocyten (Pec) und polychromatische Erythrocyten (Ec). Leberzellen (Lz), Sinusendothel (End). Vgl. Abb. 8.

12) Vergr. 1296 fach. Giemsa, *Uria*, 17. eT. Leberparenchym. Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl) und Erythroblasten (Ebl) finden sich häufig neben reifen Erythrocyten. Vgl. Abb. 9.

Tafel III.

13) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, 15. eT. Übersichtsbild von einer Dottersackzotte. In den venösen Kapillaren (Ve) reiche Erythropoiese.

14) Vergr. 460 fach. Giemsa. *Vanellus*, 20. eT. Venöse und arterielle Kapillaren aus einer Dottersackzotte. Im perivasculären Gewebe der Arterie liegen viele reife neutrophile Granulocyten (Neu).

15) Vergr. 267 fach. Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Dottersack. Es ist eine weit offene Arterie zu sehen. Alle anderen Gefässe sind kollabiert (Pfeile), die Kerne ihrer Endothelien haben sich auffällig angefärbt. Vgl. Abb. 18.

16) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, 18. eT. Venöse Kapillare aus dem Dottersack.

17) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 18. eT. Venöse Kapillare aus dem Dottersack mit Hämoblasten (Hbl), Proerythroblasten (Pebl) und Erythroblasten (Ebl).

18) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Ausschnitt aus Abb. 15. Kollabierte Venen (Ve). Dottersackzellen (Doz) und Kern einer Dottersackzelle (Dozk).

Tafel IV.

19) Vergr. 1296 fach. May-Grünwald-Giemsa. *Vanellus*, Schlüpftag. Milzsinus mit Proerythroblastentetrade (Pebl), drei weiteren Proerythroblasten und links im Bild Hämoblasten (Hbl).

20) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 25. eT. Leberparenchym. Unten rechts im Bild ein Hämoblast (Hbl). Leberzellmitosen (Lzm). Vgl. Abb. 22.

21) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 16. eT. Leberparenchym mit Erythroblasten (Ebl) und Erythrocyten (Ec). Endothelzellen (End). Die Bedeutung der beiden mit Pfeil markierten Leberzellen ist unklar.

22) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Uria*, 25. eT. Leberparenchym. Ausschnitt aus Abb. 20.

23) Vergr. 576 fach. Giemsa. *Uria*, 1. peT. Dichtes, vakuolenreiches Leberparenchym. Keine Erythropoiese.

24) Vergr. 1296 fach. Giemsa. *Vanellus*, 16. eT. Leberparenchym mit Erythroblastentetrade. (Lz) = Leberzellen. Vgl. Abb. 21.